第 37 卷 第 4 期 昆 虫 学 报 Vol. 37, No. 4
1994 年 11 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Nov., 1994

# 粘虫的年龄-发育期结构生命表

吴坤君 龚佩瑜 李秀珍 何 剑
(中国科学院动物研究所,北京 100080)

**摘要** 在 23℃ 下用玉米嫩叶饲养幼虫，组建了粘虫的年龄-发育期结构生命表。这种生命表考虑到种群内个体发育进度的差异并包括雄性成虫。根据生命表资料计算的粘虫种群主要参数是：净繁殖率 $R_0 = 155.88$，内禀增长率 $r_m = 0.1120$，平均世代长度 $T = 45.08$ 天。讨论了年龄-发育期结构生命表方法和传统生命表方法的主要差别及各自的优缺点，比较了用这两种方法得到的粘虫种群的主要参数值。

**关键词** 粘虫 发育进度差异 生命表 种群参数

生命表是研究和分析动物种群动态的一种重要方法。在众多的动物种类中，昆虫所占的比例最大，与人类的关系十分密切。昆虫也是除人类外最早应用生命表方法研究的动物对象 (Pearl 等, 1921)。早期的昆虫生命表并没有考虑到动物种群和人类种群的本质区别，完全因袭了人类生命表的内容和制作程序。直到 40 年代，Leslie (1942) 和 Birch (1948)才提出了适合于动物特点的生命表制作法，这种方法一直被昆虫学家广泛采用，成为传统的昆虫生命表制作法 (Southwood, 1978)。作者已通过实例引进了这种方法 (吴坤君等，1978、1980)。Leslie-Birch 的方法或传统生命表法的要点是以昆虫种群在不同发育阶段的平均历期为依据统计其存活率和繁殖力，绘制存活曲线，计算种群的参数。同时，这种方法只考虑雌性成虫的生命过程，忽视了雄性个体的存在。以平均历期为依据制作生命表包含一个不言而喻的假设：组成该种群的全部个体在每个发育阶段的发育进度都完全同步，即都以平均历期完成一个发育期并同时进入下一个发育期。事实上，即使在最适合的条件下，任何昆虫种群的全部个体的发育进度也不可能完全同步，个体间发育速率的差异总是存在的，这种差异导致同一天种群内不同发育阶段个体的重叠，越到发育后期，重叠现象越明显。这一事实是对传统生命表的挑战，说明它需要加以改进，才能更确切地反映昆虫种群的实际动态。本文根据 Chi 等 (1985) 和 Chi (1988) 提出的包含个体发育进度差异和雄性成虫的方法，组建了粘虫的年龄-发育期结构生命表，并与用传统生命表法的研究结果进行了比较。

## 材 料 和 方 法

### 一、试验条件

粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 成虫在北京郊区采得，幼虫在室内用玉米叶饲养，取第三代卵 120 粒开始试验。幼虫期喂以玉米嫩叶(品种：农大 60)。成虫羽化后，取 20 对饲养于梳灯罩 (10 × 10cm) 内，喂以 10% 的蜂蜜溶液，系统记录所有个体的生

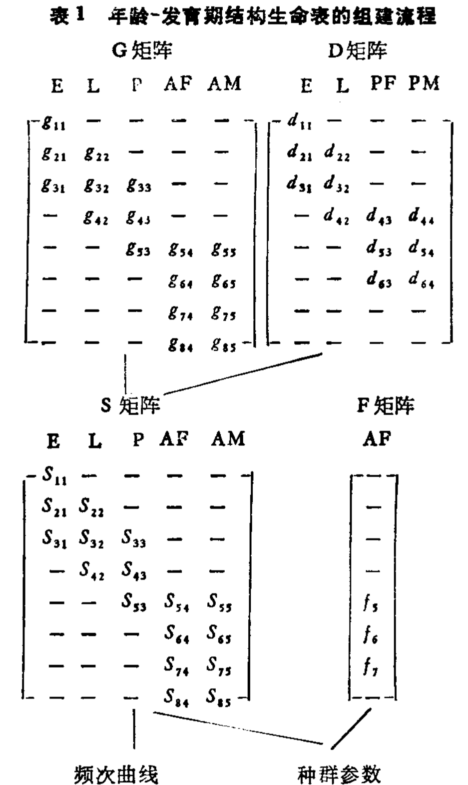
本文于 1992 年 1 月收到。

长、发育、存活和产卵的情况。整个试验在 23±1℃、自然光周期下进行。

## 二、年龄-发育期结构生命表的组建

这种生命表的组建方法见表 1。假设种群在某时间处于年龄 $i$、发育期 $j$ 的个体数是 $N_{ij}$，经过单位时间生长后，这些个体可能有三种结局：有些个体仍处于原发育期 $j$，但年龄变为 $(i+1)$，其数量记为 $N_{(i+1)j}$，可用当天的生长机率 $g=N_{(i+1)j}/N_{ij}$ 表示；有些个体进入下一个发育期 $(j+1)$，年龄也是 $(i+1)$，其数量为 $N_{(i+1)(j+1)}$，可用当天的发育机率 $d=N_{(i+1)(j+1)}/N_{ij}$ 表示；有些个体死亡。根据系统记录资料，可以得到一系列的 $g$ 和 $d$ 值，列出相应的矩阵，进而得到存活率矩阵 S，绘出该种群在不同年龄-发育期出现的频次曲线(存活曲线)。从成虫的实际年龄特征平均繁殖力(f)资料可以列出 F 的单列矩阵。最后，由 S 矩阵和 F 矩阵求出种群的各个参数。为简化起见，表 1 中以 L 代表整个幼虫期。在实际应用时，则根据需要分列为若干龄期。在计算 S 矩阵和种群参数的过程中，涉及一系列公式 (Chi 等，1985；Birch，1948)。这些公式并不复杂，限于篇幅，不一一列出。

**表 1　年龄-发育期结构生命表的组建流程**




注：E、L、P、PF、PM、AF 和 AM 分别表示卵、幼虫、蛹、雌蛹、雄蛹、雌蛾和雄蛾。

# 结果和分析

## 一、个体间发育历期的差异

在试验条件下，从卵到成虫羽化的平均历期是 34.09 天，绝大部分幼虫在 6 龄后化

表 2 未成熟期的存活率和发育历期频次分布

| 发育期 | 卵 | 幼虫虫龄 | | | | | 蛹 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3—5 | 6 | 7 | |
| 起始虫数(头) | 120 | 105 | 90 | 88 | 83 | 2 | 77 |
| 存活率(%) | 87.5 | 85.7 | 97.8 | 94.3 | 95.2 | 0 | 98.7 |
| 历期(天) | 4.01±0.01 | 2.98±0.02 | 2.02±0.02 | 6.58±0.10 | 7.16±0.08 | — | 11.34±0.06 |
| 历期频次(天×头数) | 4×104 | 2×2 | 2×86 | 6×46 | 4×1 | — | 11×51 |
| | 5×1 | 3×88 | 3×2 | 7×32 | 5×1 | — | 12×24 |
| | — | — | — | 8×2 | 6×3 | — | 13×1 |
| | — | — | — | 9×2 | 7×53 | — | — |
| | — | — | — | 12×1 | 8×21 | — | — |

蛹，有两条幼虫进入 7 龄，但未能化蛹，整个未成熟期的存活率是 63.3%。从表 2 中可以看出，该种群从卵起的发育进度就不完全同步，在 3 龄前幼虫间发育历期的差异较小，3 龄后这种差异明显增大。但总体来说，各发育阶段完成发育的时间还是比较整齐的。

## 二、年龄-发育期频次曲线

根据存活率矩阵 S 绘制的粘虫种群在不同年龄-发育期出现的频次曲线(图 1A)清楚地表明，该种群在相邻发育期之间都存在着不同程度的重叠现象，它真实地再现了粘虫种群的实际生长、发育和死亡过程。若以每个发育期的平均历期为基准按传统生命表法

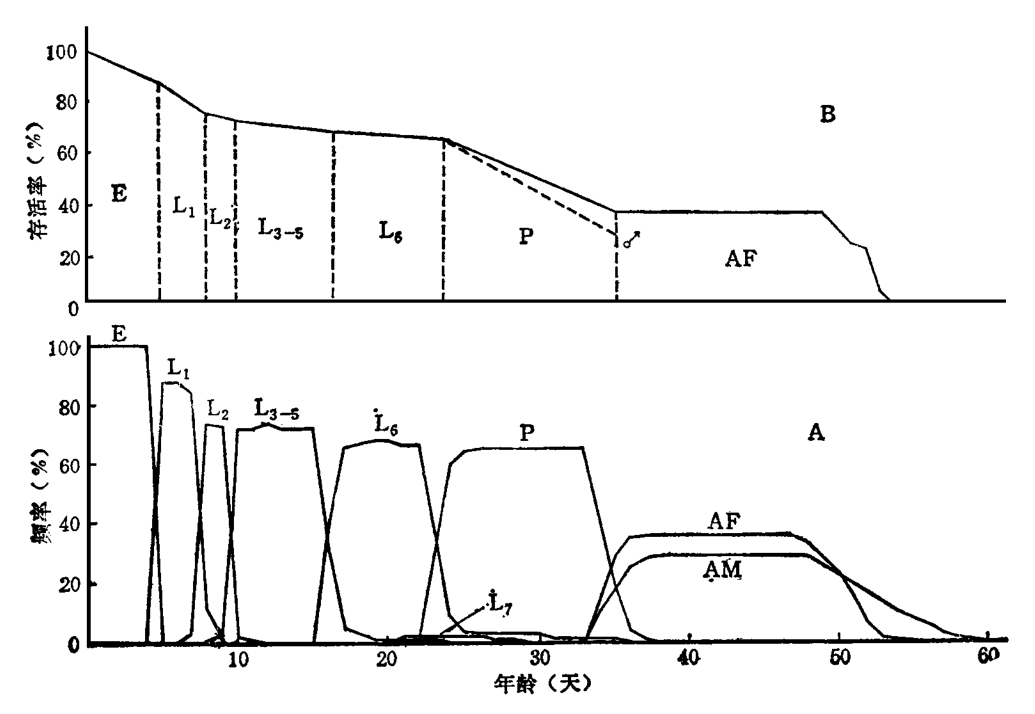



图 1 粘虫的年龄-发育期频次曲线(A)和发育期存活曲线(B)
E、P、AF 和 AM 分别代表卵、蛹、雌蛾和雄蛾 $L_1$—$L_7$ 代表 1—7 龄幼虫

绘制存活曲线，得到的是单一曲线(图 1B)，这显然是对昆虫种群复杂生长过程的简单描述，失去了一些重要的信息。

## 三、粘虫的种群参数

内禀增长率 $r_m$ 是表述昆虫种群生长潜力的最主要参数。除净繁殖率 $R_0$ 外，种群的其它参数都是由 $r_m$ 间接求出的。从表 3 中可以看出，用年龄-发育期结构生命表法和传统生命表法得到的所有种群参数都有一定的差异。本文最后一部分将对造成这种差异的原因进行讨论。

**表 3　用两种生命表方法估测的粘虫种群参数比较**

<table>
<tr><th colspan="3">种群参数 \ 方法</th><th>年龄-发育期法</th><th>传统法</th></tr>
<tr><td colspan="3">净繁殖率 ($R_0$)</td><td>155.88</td><td>156.51</td></tr>
<tr><td colspan="3">内禀增长率 ($r_m$)</td><td>0.1120</td><td>0.1141</td></tr>
<tr><td colspan="3">周限增长率 (λ)</td><td>1.1185</td><td>1.1209</td></tr>
<tr><td colspan="3">平均世代长度，天 (T)</td><td>45.08</td><td>44.29</td></tr>
<tr><td rowspan="10">稳定的发育期分布 (%)</td><td colspan="2">卵</td><td>42.70</td><td>43.98</td></tr>
<tr><td rowspan="6">幼虫虫龄</td><td>1</td><td>19.27</td><td>18.68</td></tr>
<tr><td>2</td><td>8.16</td><td>8.28</td></tr>
<tr><td>3—5</td><td>16.13</td><td>16.58</td></tr>
<tr><td>6</td><td>7.92</td><td>7.09</td></tr>
<tr><td>7</td><td>0.12</td><td>—</td></tr>
<tr><td colspan="2">蛹</td><td>4.29</td><td>4.03</td></tr>
<tr><td rowspan="2">成虫</td><td>♀</td><td>0.78</td><td rowspan="2">1.36</td></tr>
<tr><td>♂</td><td>0.63</td></tr>
</table>

## 四、种群的稳定年龄-发育期分布

表 4 是用年龄-发育期结构生命表法计算的粘虫种群的稳定年龄-发育期分布情况。表中各年龄组虫数(横行)之和即为其在稳定年龄分布中所占的百分比，各发育期虫数(纵列)之和即为其在稳定发育期分布中所占的百分比。粘虫种群在试验条件下达到稳定状态后，幼虫最多，占 51.6%，成虫最少，不到 1.5%。为了便于比较，表 4 同时列出了根据传统生命表法计算的粘虫实验种群的稳定年龄分布。

表 4 在试验条件下粘虫种群的稳定年龄-发育期分布

| | E | $L_1$ | $L_2$ | $L_{3-5}$ | $L_6$ | $L_7$ | P | AM | AF | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 12.51 | — | — | — | — | — | — | — | — | 12.51 | | 13.11 |
| 2 | 11.81 | — | — | — | — | — | — | — | — | 11.18 | | 11.70 |
| 3 | 10.00 | — | — | — | — | — | — | — | — | 10.00 | | 10.44 |
| 4 | 8.94 | — | — | — | — | — | — | — | — | 8.94 | | 8.73 |
| 5 | .07 | 6.93 | — | — | — | — | — | — | — | 7.00 | | 7.27 |
| 6 | — | 6.25 | — | — | — | — | — | — | — | 6.25 | | 6.18 |
| 7 | — | 5.38 | .16 | — | — | — | — | — | — | 5.54 | | 5.23 |
| 8 | — | .62 | 4.19 | — | — | — | — | — | — | 4.81 | | 4.42 |
| 9 | — | .09 | 3.70 | .13 | — | — | — | — | — | 3.92 | | 3.86 |
| 10 | — | — | .08 | 3.27 | — | — | — | — | — | 3.35 | | 3.37 |
| 11 | — | — | .03 | 2.93 | — | — | — | — | — | 2.96 | | 2.96 |
| 12 | — | — | — | 2.65 | — | — | — | — | — | 2.65 | | 2.61 |
| 13 | — | — | — | 2.34 | — | — | — | — | — | 2.34 | | 2.29 |
| 14 | — | — | — | 2.09 | — | — | — | — | — | 2.09 | | 2.02 |
| 15 | — | — | — | 1.87 | — | — | — | — | — | 1.87 | | 1.77 |
| 16 | — | — | — | .66 | .95 | — | — | — | — | 1.61 | | 1.56 |
| 17 | — | — | — | .09 | 1.36 | — | — | — | — | 1.45 | 稳 | 1.39 |
| 18 | — | — | — | .05 | 1.24 | — | — | — | — | 1.29 | | 1.24 |
| 19 | — | — | — | .01 | 1.13 | — | — | — | — | 1.14 | | 1.11 |
| 20 | — | — | — | .01 | 1.01 | — | — | — | — | 1.02 | 定 | .99 |
| 21 | — | — | — | .01 | .88 | .02 | — | — | — | .91 | | .88 |
| 22 | — | — | — | .01 | .78 | .02 | — | — | — | .81 | | .79 |
| 23 | — | — | — | .01 | .40 | .02 | .30 | — | — | .73 | 的 | .69 |
| 24 | — | — | — | — | .07 | .02 | .56 | — | — | .65 | | .61 |
| 25 | — | — | — | — | .03 | .01 | .53 | — | — | .57 | | .54 |
| 26 | — | — | — | — | .02 | .01 | .48 | — | — | .51 | | .49 |
| 27 | — | — | — | — | .02 | .01 | .43 | — | — | .46 | 年 | .43 |

| | | | | | | | | | | | 龄分布 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 28 | — | — | — | — | .01 | .01 | .39 | — | — | .41 | .39 |
| 29 | — | — | — | — | .01 | — | .35 | — | — | .36 | .34 |
| 30 | — | — | — | — | .01 | — | .31 | — | — | .32 | .31 |
| 31 | — | — | — | — | — | — | .28 | — | — | .28 | .27 |
| 32 | — | — | — | — | — | — | .25 | — | — | .25 | .24 |
| 33 | — | — | — | — | — | — | .22 | — | — | .22 | .22 |
| 34 | — | — | — | — | — | — | .13 | .04 | .03 | .20 | .19 |
| 35 | — | — | — | — | — | — | .05 | .08 | .05 | .18 | .17 |
| 36 | — | — | — | — | — | — | .01 | .08 | .06 | .15 | .15 |
| 37 | — | — | — | — | — | — | — | .08 | .06 | .14 | .14 |
| 38 | — | — | — | — | — | — | — | .07 | .06 | .13 | .12 |
| 39 | — | — | — | — | — | — | — | .06 | .05 | .11 | .11 |
| 40 | — | — | — | — | — | — | — | .06 | .04 | .10 | .10 |
| 41 | — | — | — | — | — | — | — | .05 | .04 | .09 | .09 |
| 42 | — | — | — | — | — | — | — | .04 | .04 | .08 | .08 |
| 43 | — | — | — | — | — | — | — | .04 | .03 | .07 | .07 |
| 44 | — | — | — | — | — | — | — | .04 | .03 | .07 | .06 |
| 45 | — | — | — | — | — | — | — | .03 | .03 | .06 | .05 |
| 46 | — | — | — | — | — | — | — | .03 | .02 | .05 | .05 |
| 47 | — | — | — | — | — | — | — | .02 | .02 | .04 | .04 |
| 48 | — | — | — | — | — | — | — | .02 | .02 | .04 | .04 |
| 49 | — | — | — | — | — | — | — | .02 | .01 | .03 | .03 |
| 50 | — | — | — | — | — | — | — | .01 | .01 | .02 | .02 |
| 51 | — | — | — | — | — | — | — | .01 | .01 | .02 | .02 |
| 52 | — | — | — | — | — | — | — | — | .01 | .01 | .01 |
| 53 | — | — | — | — | — | — | — | — | .01 | .01 | .01 |
| 稳定的发育期分布 | 42.70 | 19.27 | 8.16 | 16.13 | 7.92 | .12 | 4.29 | .78 | .63 | | |

# 讨 论

Leslie (1942) 和 Birch (1948) 提出的动物种群生命表是研究昆虫种群动态的一种重要方法，一直被广泛采用。但这种传统的方法没有考虑到昆虫个体间普遍存在的发育速率差异，从而影响到所组建的生命表以及据此得到的种群参数的准确性。昆虫的年龄-发育期结构生命表是针对这个问题提出来的，是对传统生命表法的补充和改进，它有几个明显的好处：

1. 年龄-发育期生命表用个体在不同年龄-发育期出现的频次描述种群的生长、发育和死亡过程，种群存活曲线是多条彼此相交的曲线(图 1A)，而不是一条曲线(图 1B)，比较真实地反映了昆虫种群在生长过程中不同发育期互相重叠的现象。在现实的昆虫种群中，不但个体间的发育进度有差异，而且在一定条件下，有时幼虫的龄期数也不完全相同。在本试验中就出现少数 7 龄幼虫，无论这些幼虫的结局如何，在传统的生命表存活曲线中都难以表达，而年龄-发育期频次曲线则能比较清楚地描述这些个体出现的时间、数量和结局(图 1A)。

2 传统生命表只考虑雌性成虫的情况，年龄-发育期生命表同时描述两性成虫的生命过程，提供了更为完整的种群动态资料。在现实的昆虫种群中，两性成虫并不一定在同时出现，它们的数量、行为和寿命也不尽相同。因此，用雌性成虫数 × 2 来代表全体成虫往往与实际情况有一定出入，这会给组建昆虫种群的动态模拟模型提供不确切的信息。

3. 从年龄-发育期结构生命表估测的昆虫种群参数更接近于它们的真实值。从表 3 中可以看出，用两种生命表法从同样资料得到的粘虫种群参数值都有一定的差异，其主要原因是：年龄-发育期生命表法包含了个体发育进度差异对种群增殖潜力的影响，传统生命表法忽视了这种影响。以 $r_m$ 为例，虽然这两种生命表法都用公式 $\Sigma e^{-r_m x} l_x m_x = 1$ 估测

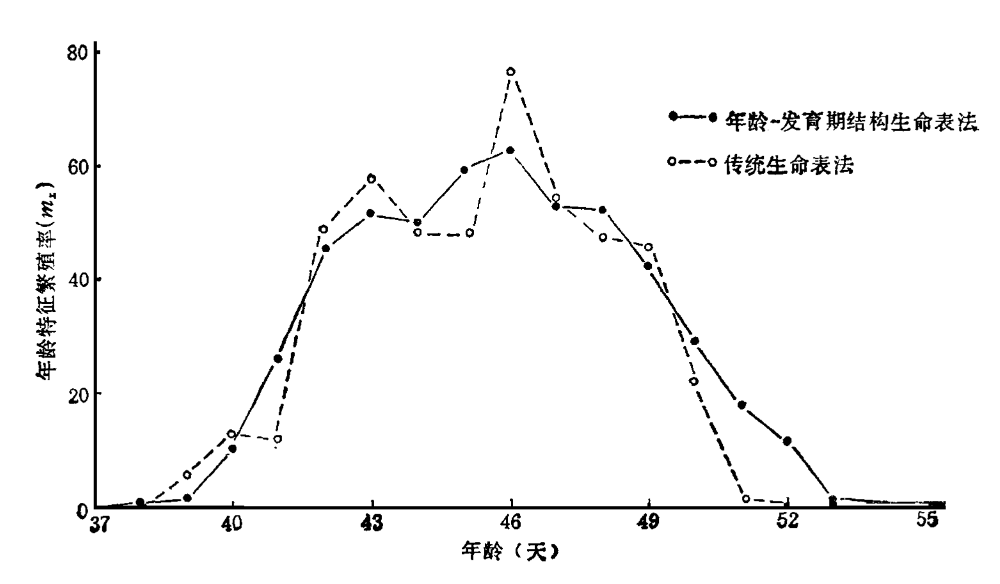



**图 2** 两种生命表方法估测粘虫种群参数时采用的年龄特征繁殖率（$m_x$）的比较(年龄从卵起计算)

$r_m$，但在具体运算时所用的 $m_x$ 值并不一样。年龄-发育期生命表法用的 $m_x$ 是所有雌性成虫在各自实际年龄时的平均产卵量，它包含成虫羽化日、始卵日和产卵高峰期等差异的影响；传统生命表法用的 $m_x$ 是以未成熟期的平均历期作为全部雌性成虫羽化的平均年龄、并以此为依据统计的年龄特征平均产卵量，并未考虑各个雌性成虫实际羽化日、始卵日和产卵高峰期等的差异(图2)。因此，用年龄-发育期生命表法得到的 $r_m$ 更准确些。

4. 从年龄-发育期结构生命表不仅可以得到昆虫种群的稳定年龄组配资料，而且可以直接算出不同发育期个体在稳定种群中所占的准确比例（表 4)。用传统生命表法只能得到前一组资料，后一组数据必须根据相应的平均发育历期估算。在实际测定时，平均历期恰好是整数的情况极少，于是只好用“四舍五入”法则或其它办法来估测不同发育期个体所占的比例，其误差是显而易见的。

年龄-发育期结构生命表法的主要缺点看来似乎是组建、计算过程比较复杂、繁琐，涉及的公式较多。但这些公式并不难推导，随着计算机应用的日益普及，这个缺点与它的诸多优点相比，则是无关紧要的。

年龄-发育期结构生命表法是对传统生命表法的补充和改进，由于提出的时间不长，目前还未普遍应用。本文只是以粘虫种群为实例，简要介绍这种方法，初步分析了它的优缺点，还需要通过系统的研究，在不同生态条件下组建昆虫种群的系列年龄-发育期结构生命表，方能对这种方法获得更加全面的认识。

## 参　考　文　献

吴坤君、陈玉平、李明辉　1978　不同温度下的棉铃虫实验种群生命表。昆虫学报　**21**(4)：385—91。

吴坤君、陈玉平、李明辉　1980　温度对棉铃虫实验种群生长的影响。昆虫学报　**23**(4)：358—67。

Birch, L. C. 1948 The intrinsic rate of natural increase in an insect population. *J. Anim. Ecol.* **17**(1): 15—26.

Chi, H. 1988 Life table analysis incorporating both sexes and variable development rate among individuals. *Environ. Entomol.* **17**(1):26—34.

Chi, H. & H. Liu 1985 Two new methods for the study of insect population ecology. *Acad. Sin., Bull. Inst. Zool.* 24(2): 225—40.

Leslie, P. H. 1945 On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**(1): 183—212.

Pearl, R. & S. L. Parker 1921 Experimental studies on duration of life. I. Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*. *Amer. Nat.* **55**(641): 481—509.

Southwood, T. R. E. 1978 *Ecological Methods*. 2nd ed. Chapman & Hall, London. pp. 356—387.

# THE AGE-STAGE-SPECIFIC LIFE TABLE OF THE ARMYWORM, *MYTHIMNA SEPARATA* (WALKER)

WU KUN-JUN GONG PEI-YU LI XIU-ZHEN HE JIAN
*(Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing* 100080)

The age-stage-specific life table that incorporates variable developmental rate among individuals and male adults is reported for the armyworm, *Mythimna separata* (Walker), reared on young corn leaves at 23℃. The method of its construction is diagramed, according to which, the net reprodцction rate of the worm population ($R_0$) was calculated to be 155.88; the intrinsic rate of increase ($r_m$), 0.1120; and the mean generation time (T), 45.08 days. All values of these parameters are somewhat different from those obtained by means of the traditional age-specific life table, and the cause of such differences is analysed. Advantage of the new life table in comparison to the traditional one is briefly discussed.

**Key words** *Mythimna separata*——variable development rate——life table——population parameter